

Développement postembryonnaire du Tardigrade abyssal *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987 (Tardigrada, Heterotardigrada)

par Jeanne RENAUD-MORNANT

Résumé. — Les stades du développement postembryonnaire du Tardigrade abyssal *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987, sont étudiés aux plans de la morphologie externe et de l'anatomie fonctionnelle. Deux stades larvaires ont été définis au cours desquels l'anus, puis le gonopore sont acquis. Trois stades adultes avec mues plus nombreuses chez les femelles que chez les mâles comprennent la maturation des gamètes, leur maturité, la ponte, et parfois le démarrage d'un nouveau cycle. La protandrie est très prononcée, la maturation des ovocytes exigeant la constitution d'importantes réserves digestives plusieurs fois renouvelées au cours des mues. Cette stratégie reproductrice est vraisemblablement liée aux conditions trophiques particulières régnant en milieu abyssal. La persistance d'un développement indirect chez les Coronarctidae constitue un caractère plésiomorphe qui confirme leur appartenance à l'ordre des Heterotardigrada.

Abstract. — The postembryonic developmental stages of the abyssal Tardigrade *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987, are studied with emphasis on their external morphology and functional anatomy. Two larval stages occur during which anus and then gonopore are formed. Three adults stages, separated by a larger number of molts in females than in males, include gonad maturation, gametes maturity, laying of eggs and sometimes the beginning of a new gonadal cycle. Protandry is strongly pronounced, ovocytes maturation being achieved only after some large and repeated accumulations of digestive material have been performed between molts. This reproductive strategy is considered to be dependant upon food availability in the deep sea. The indirect development retained by Coronarctidae is assumed to be a plesiomorphic character and thus reinforces their assignment to the order Heterotardigrada.

J. RENAUD-MORNANT, *Muséum national d'Histoire naturelle, UA 699 du CNRS, Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, F 75231 Paris cedex 05.*

INTRODUCTION

Le développement postembryonnaire des Tardigrades, notamment celui des Tardigrades marins, est encore très imparfaitement connu. Dernièrement BERTOLANI *et al.* (1984) ont fait le point de nos connaissances sur ce sujet.

Jusqu'à un passé récent, la plupart des études portaient uniquement sur les Eutardigrada ou formes terrestres (RAMAZZOTTI, 1972) et faisaient état d'un développement direct pour les Tardigrades. Il était alors admis que la croissance s'effectuait par accroissement des cellules et non de leur nombre (eutélie). Il s'ensuivait alors que la définition des stades restait toujours axée sur les classes de taille (FRANCESCHI et LATTES, 1967) et prenait relativement peu en

considération l'acquisition de nouvelles structures ; même si les termes de « larves » ou de « juvéniles » étaient parfois employés pour désigner les formes jeunes à nombre de griffes réduit (GRIGARICK *et al.*, 1975). Au cours des dernières décennies, les découvertes de plus en plus nombreuses de nouveaux Tardigrades marins (Arthrotardigrada) et de muscicoles (Echiniscoidea) notamment de Stygarctidae intertidaux, ont permis de définir dans un premier temps l'existence de véritables stades larvaires (RENAUD-MORNANT et ANSELME-MOIZAN, 1969) ; existence confirmée ultérieurement chez d'autres formes marines (POLLOCK, 1970 ; GRIMALDI DE ZIO et D'ADDABBO GALLO, 1975 ; GRIMALDI DE ZIO *et al.*, 1980, 1982, 1983). L'acquisition de structures nouvelles au cours des différentes mues postembryonnaires est donc bien établie chez les Hétérotardigrades. Ainsi, un développement indirect persiste chez les Tardigrades les plus primitifs, alors que chez les Eutardigrades dulcicoles et terrestres, considérés comme les plus évolués, le développement est direct : ils naissent dans un état semblable à celui de l'adulte (BERTOLANI *et al.*, op. cit.). Ces caractéristiques liées au développement accentuent encore la discrimination entre les deux ordres, déjà très marquée, à quelques exceptions près, au plan de l'écologie. Il apparaissait donc intéressant d'étudier le développement postembryonnaire des Coronarctidae Renaud-Mornant, 1974, famille de Tardigrades de mer profonde dont la position systématique demeure incertaine (RENAUD-MORNANT, 1975 ; KRISTENSEN et HALLAS, 1980) en s'appuyant sur la genèse et la morphologie fonctionnelle des organes génitaux et du tube digestif pour la définition des stades plutôt que sur les simples critères de taille. Jusqu'ici, la faible taille et la transparence de ces méiobenthontes n'avaient pas permis de récolter un nombre suffisant de spécimens pour une telle étude. Récemment, les programmes de recherches de l'IFREMER dans l'Atlantique Nord-Est (LAUBIER et MONNIOT, 1985) et en particulier dans le golfe de Gascogne (campagne BIOGAS, EPI IV et EPI VI), en intensifiant le rythme des prélèvements, ont donné les moyens de rassembler deux populations d'une même espèce, incluant différents stades inconnus jusqu'à maintenant.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les cent vingt spécimens de *Coronarctus laubieri* Renaud-Mornant, 1987, ont été récoltés par carottages à deux profondeurs différentes, et forment des populations d'une quarantaine d'individus chacune, réparties autour des points suivants :

- 46°18'68 N-12°33'90 W, prof. 3 660 m.
- 47°34'82 N-09°38'89 W, prof. 4 110 m.

Bien que provenant de différents sites, seuls les prélèvements effectués à la même époque de l'année (août-septembre) ont été pris en considération, afin d'éliminer les facteurs saisonniers dans l'analyse de l'apparition des différentes structures dans les populations. Il est bien certain que de tels facteurs sont amortis en mer profonde ; cependant, les stations se trouvant à proximité des zones d'apports continentaux, ceux-ci pourraient avoir une influence non négligeable sur l'état physiologique des spécimens étudiés et rendre ainsi moins claires la définition et la succession des stades, notamment en ce qui concerne les phénomènes de digestion et de maturation des gonades, étroitement liés aux mues successives dont le déclenchement est vraisemblablement dû aux possibilités trophiques offertes par le milieu.

Les animaux ont été fixés au formol neutralisé 7 %-eau de mer, montés dans un mélange glycérine-formol ; certains ont été soumis *in toto* à la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck (à froid) ou à la coloration au noir-chlorazol. Les observations ont été effectuées au contraste interférentiel Normaski sur Axiomat Zeiss.

RÉSULTATS

Pour la définition des stades, les observations ont porté sur la taille des stades de mue et d'intermue, sur l'acquisition de structures externes, et enfin sur l'évolution des structures internes notamment : appareils digestif et génital.

PREMIER STADE

Morphologie externe (fig. 1 A)

La larve du premier stade fraîchement éclos et légèrement frippée a une taille de 110 μm minimum. Sa principale caractéristique réside dans le nombre réduit des griffes (deux au lieu de quatre chez l'adulte), l'hétéromorphie de celles-ci permettant de statuer sur l'absence des griffes externes à ce stade 1. Les appendices céphaliques sont semblables à ceux de l'adulte, à l'exception des clavas primaires qui sont nettement détachées de la tête et non enfoncées dans l'orbite, comme cela se présente aux autres stades. Les trois paires de cirres somatiques sont bien développées et de taille sensiblement égale à celle qui est rencontrée chez les adultes. Les soies sont présentes sur les paires de pattes P2 et P3 avec une taille croissante. Les deux paires de piquants se trouvent sur les P4.

Morphologie interne

La bouche, cuticularisée, est entourée par des membranes péribuccales formant des replis autour des six paires de muscles buccaux. L'appareil pharyngien est semblable à celui de l'adulte, mais les stylets n'ont pu être distingués nettement, contrairement aux gaines elles-mêmes et au tube buccal bien visibles. Les glandes salivaires sont bien développées et de taille inégale (18 et 12 μm) et s'étendent jusqu'au bulbe qu'elles recouvrent dorsalement ; leur lumière est vaste et occupe presque la totalité de la glande à parois peu épaisses.

À la sortie du bulbe, se trouve un court œsophage formant une valve à laquelle fait suite un estomac antérieur en forme d'ampoule ovale, dont la partie la plus large (22 μm) s'étend entre le niveau des P2 et des P3. L'épithélium stomacal est transparent dans cette région et laisse apparaître un contenu filamenteux en peloton dans la lumière. Postérieurement, l'estomac se resserre en un tube plus fin (8 μm de diamètre), rectiligne jusqu'au rectum ; celui-ci est fermé et ne présente pas d'ouverture vers l'extérieur, à travers la cuticule. Aucun diverticule n'est visible à ce stade.

L'ébauche génitale est déjà présente, dorsalement, au-dessus du tube digestif postérieur.

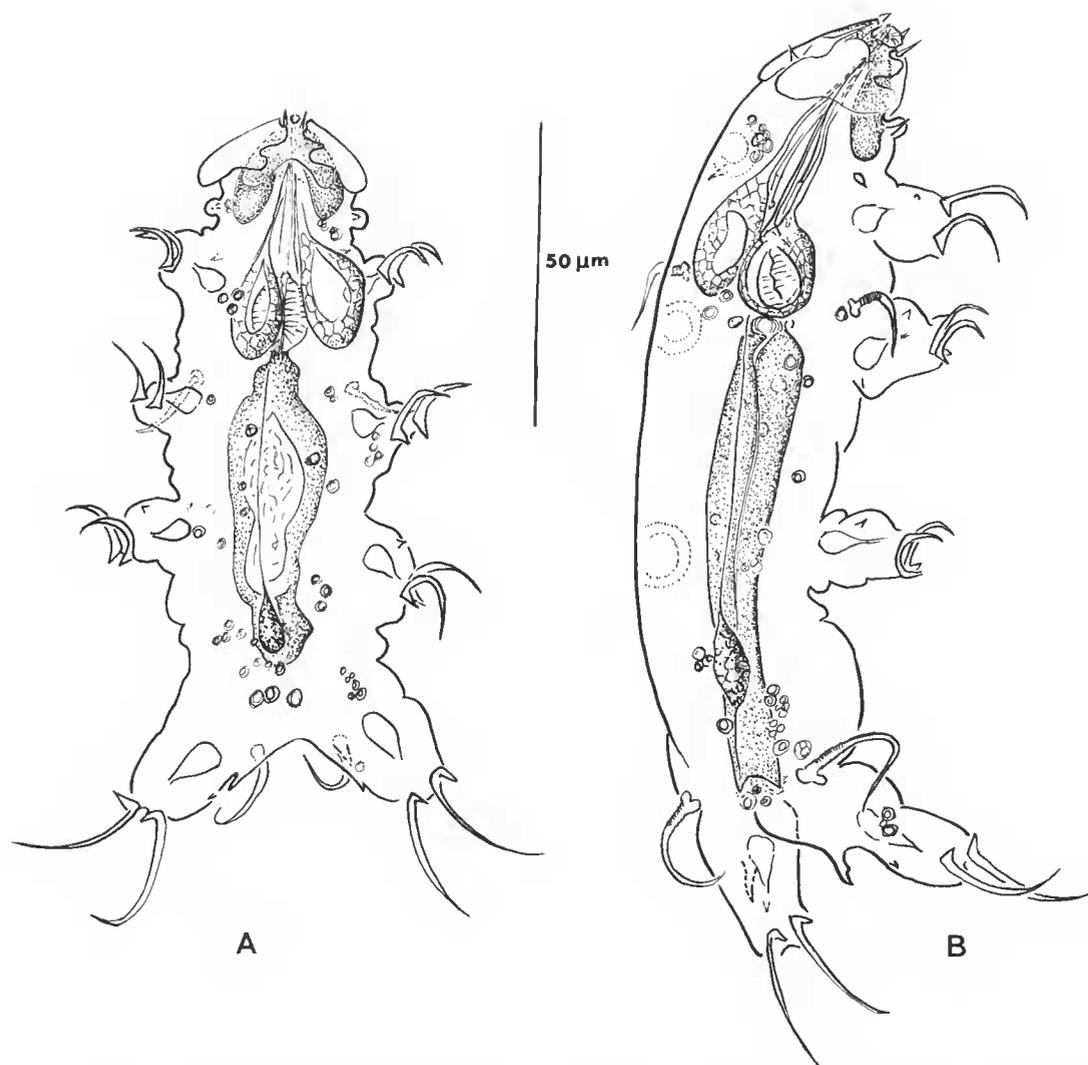


FIG. 1. — *Coronarctus laubieri*, stade 1 : A, larve à sa sortie de l'œuf ; B, larve à deux doigts, tube digestif vide. Cœlomocytes représentés par un cercle double, et échelle en μm pour toutes les figures.

Elle est localisée à peu près à égale distance entre l'insertion des P3 et des P4. Piriforme ($10 \times 5 \mu\text{m}$), elle se compose de cinq à six cellules retenues dans une membrane dont l'apex est étiré en un filament atteignant antérieurement le niveau de l'insertion des P1.

Des cœlomocytes sont assez nombreux et répartis irrégulièrement dans toute la cavité générale, sans rassemblement vers un organe particulier.

Des larves de ce stade, vraisemblablement plus âgées, peuvent avoir une taille nettement plus élevée ; elles conservent la même morphologie externe ; seules, les structures internes

subissent des modifications de quelque importance. Par exemple, chez un individu de $155\ \mu\text{m}$ le tube digestif avait un aspect rectiligne, sans ampoule stomacale, et sans lumière discernable. De faibles renflements faisaient saillie de part et d'autre du conduit central à la hauteur de l'insertion des P2 et des P3 ; le tout ayant un aspect finement granuleux (fig. 1 B). Chez un autre individu au même stade, c'est-à-dire « à deux griffes », la taille atteint $190\ \mu\text{m}$ et l'état des glandes salivaires est semblable à celui des spécimens précédents mais, au niveau du tube digestif antérieur et moyen, le développement des diverticules stomacaux est devenu plus important. Ceux-ci forment des poches oblongues latérales, dirigées vers la partie postérieure du tube digestif, en prenant naissance à la hauteur de l'insertion des deux paires de pattes : P2 et P3. Leur contenu est finement granuleux mais apparaissent déjà quelques globules réfringents, épars. L'intestin postérieur est étroit et rectiligne jusqu'au rectum qui présente deux glandes et se trouve fermé par un bouchon cuticulaire. Il n'y a aucune trace d'anus, ni de gonopore. La masse génitale atteint $19 \times 10\ \mu\text{m}$ chez cet individu (fig. 2 A).

Mue de deux à quatre griffes (fig. 2 B)

Un seul individu muant du premier au deuxième stade a été découvert. Sa taille de $250\ \mu\text{m}$ est double de celle de la larve considérée plus haut comme nouvellement éclos. Sous l'ancienne cuticule sont présentes de fortes lacunes permettant le décollement de celle du futur individu. La distance entre les deux cuticules est nettement plus élevée dans la partie antérieure de l'animal que dans la partie postérieure, laissant supposer (ainsi qu'il a été constaté chez l'adulte) que la fente de mue se produira dans la partie céphalique, et que la sortie du nouvel individu se fera par le pôle apical. Les nouvelles griffes issues des glandes pédieuses apparaissent au nombre de quatre, en arrière de chaque paire de griffes du premier stade. Les griffes médianes sont nettement plus longues que les griffes externes, notamment sur les P4 où elles sont réduites de moitié. Les griffes externes sont donc acquises postérieurement aux médianes, comme ceci a été observé pour d'autres espèces.

Avant la sortie du nouvel animal de l'exuvie, le tube buccal, les stylets et le bulbe sont peu visibles ; les glandes salivaires forment une masse compacte, leurs cellules sont groupées, et la lumière est invisible.

Le tube digestif présente un aspect particulier, qui permet de penser que l'animal s'apprête à effectuer une défécation qui a probablement lieu dans l'exuvie. Dans sa partie antérieure, le tube digestif est rectiligne et son aspect est finement granuleux ; entre l'insertion des P2 et P3, il est complètement vide et transparent. Postérieurement à P3, les diverticules apparaissent comme tassés et effondrés au cours d'un processus devant rassembler en motte tous les éléments destinés à être expulsés. La partie postérieure de l'intestin, juste au-dessus du rectum, apparaît très dilatée et occupe toute la largeur de la cavité générale. L'ouverture de l'anus dans la nouvelle cuticule n'a pas été vue.

À ce stade, la glande génitale est encore de faible taille ($30 \times 11\ \mu\text{m}$), de forme fuselée et localisée dorsalement au-dessous de l'insertion des P3 ; elle n'occupe encore que 6 % de la cavité générale du corps.

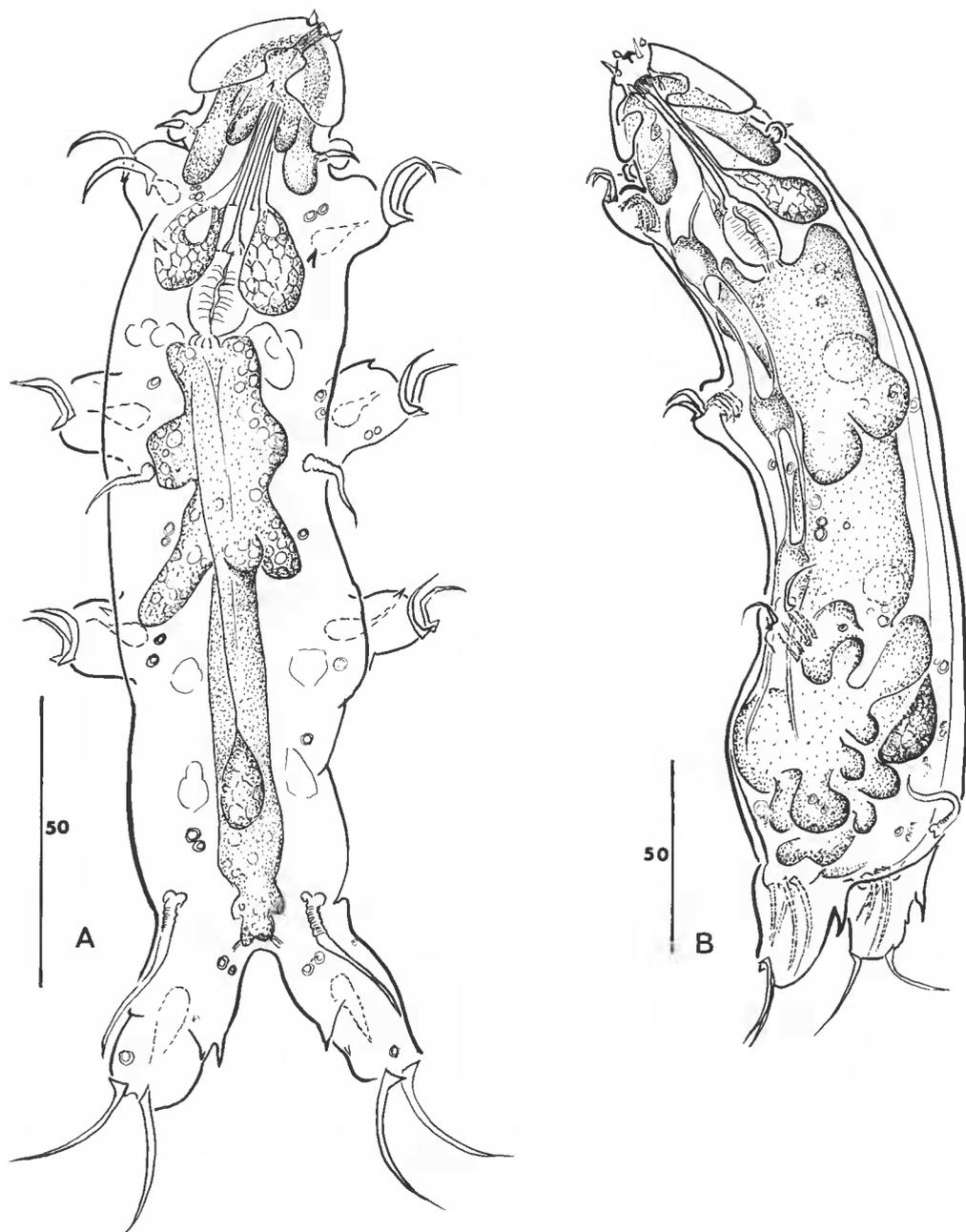


FIG. 2. — *Coronarctus laubieri*, stade 1 : A, larve commençant à s'alimenter ; B, larve muant de deux à quatre doigts, phase précédant la défécation.

DEUXIÈME STADE

Morphologie externe

La plupart des individus de ce stade mesurent entre 250 et 350 μm . Ils possèdent quatre griffes à chaque patte et leur apparence extérieure est semblable à celle des adultes : les appendices céphaliques somatiques et pédieux sont proportionnellement identiques à ceux des spécimens plus âgés. Seule la soie sur P1 est indiscernable.

Morphologie interne

Le stade 2 se caractérise non seulement par la présence d'un anus mais aussi par les modifications de l'appareil digestif qui acquiert un aspect différent de celui que l'on observe chez la larve précédente. Le complexe pharyngien présente une paire de glandes salivaires aux cellules groupées, sans lumière visible et de taille plus réduite que précédemment. Une intense activité digestive a lieu et se manifeste par un volume croissant de l'estomac. Cette expansion dont on peut suivre la progression est due au développement des cellules épithéliales stomacales qui emmagasinent un très abondant matériel nutritif par endocytose. Celui-ci se présente sous forme de sphérules réfringentes, de 2 à 6 μm de diamètre, qui occupent la partie apicale des cellules et finissent par masquer complètement la lumière du tube digestif. Ce remplissage distend progressivement les diverticules dont la forme en poches ovales disparaît complètement. Une étape ultérieure montre que la cavité générale est occupée presque entièrement par le tube digestif : l'œsophage est plaqué contre le bulbe, les diverticules antérieurs s'étendent jusqu'à l'insertion des P1 et le rectum est enfoui sous la masse de l'intestin postérieur (fig. 3 A).

La masse génitale s'accroît pendant ce stade, mais à un faible degré. La corde initiale s'élargit et donne une masse ovale de 50 à 70 μm de long sur 20 à 30 μm de large, localisée dorsalement, à la hauteur de l'insertion des P3. Encore indifférenciée, elle présente un aspect finement granuleux. Le gonopore n'existe pas, mais une plage cuticulaire de $10 \times 12 \mu\text{m}$, située à son futur emplacement, peut être observée ventralement, grâce à son aspect légèrement plus opaque.

Les coelomocytes sont répartis irrégulièrement sur tout le pourtour de la cavité générale, sur les faces dorsales et ventrales.

Mue de différenciation sexuelle (fig. 3 B)

Elle s'effectue lorsque les jeunes ont atteint la taille de 320-350 μm . Trois spécimens ont pu être récoltés pendant que ce processus était en cours. Le décollement de la cuticule s'effectue grâce à de nombreuses lacunes périphériques permettant de dégager l'animal de l'exuvie. La bouche est fermée et le complexe pharyngien peu discernable. À l'arrière de chaque patte, les nouvelles griffes sont visibles, fortement rétractées et enfoncées dans les glandes pédieuses qui

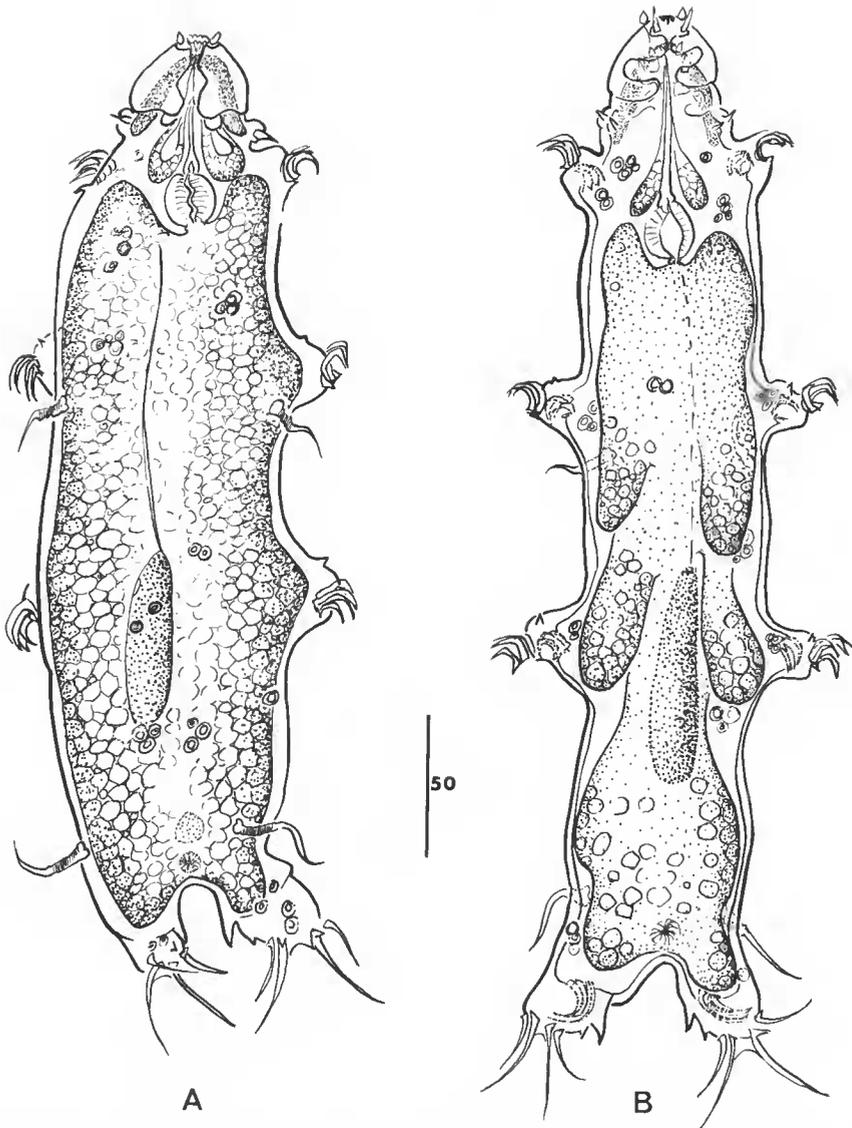


FIG. 3. — *Coronarctus laubieri*, stade 2, l'anus est présent, l'emplacement du gonopore ébauché : A, larve accumulant les réserves digestives ; B, larve muant du stade 2 à 3, diverticules stomacaux visibles.

paraissent ainsi très réduites. De nombreux cœlomocytes s'observent, répartis principalement vers l'insertion des pattes.

Contrairement à ce que nous avons pu constater au cours de la mue du stade précédent, où la configuration de l'intestin permettait de prévoir une défécation à l'intérieur de l'exuvie, nous n'avons pas vu de traces de ce phénomène. Les récoltes sont insuffisantes sur ce point

précis et ne contiennent aucun animal en phase de défécation. Il est cependant possible d'admettre que l'intestin se vide au cours de cette mue, puisque de très nombreux individus postmuants, aussi bien mâles que femelles, montraient un intestin transparent et rectiligne. Il ne restait aucune trace de l'abondant matériel vacuolaire distendant les diverticules au stade précédent. Seules, de très faibles excroissances du tube digestif étaient visibles à la hauteur de l'insertion des trois premières paires de pattes, là où les diverticules se situaient avant la mue.

À la suite de cette mue, les animaux sont différenciés en mâles et femelles et sont reconnaissables par la possession d'un gonopore se trouvant à quelques microns au-dessus de l'anus ; il est en rosette chez la femelle et forme une languette portant un orifice chez le mâle.

ADULTES EN PHASE DE MATURATION

Les *mâles immatures* (fig. 4 A) se caractérisent par une taille comprise entre 350 et 400 μm . À ce stade, le tube digestif est transparent chez les plus jeunes, c'est-à-dire chez ceux dont la longueur du testicule ne dépasse pas 50 à 60 % de la longueur totale du corps. Lorsque le testicule n'atteint que 50 % de la longueur du corps, les diverticules sont présents mais sont peu distendus et contiennent quelques vacuoles digestives, bien apparentes. Nous avons pu noter que la mue intervient lorsque le testicule atteint entre 61 et 70 % de la longueur totale de l'animal. À ce stade, l'intestin peut être relativement vide ou pourvu de vacuoles digestives. Quant au testicule jeune, il se présente comme un organe tubulaire cylindrique, rempli de spermatogonies sphériques et de taille semblable, ne dépassant pas 2 μm de diamètre. La partie apicale du testicule est conique, avec une pointe effilée reliée à la cuticule interne par un long filament. La partie postérieure est légèrement élargie, mais ne présente pas encore l'aspect bifide caractéristique des deux spermiductes contournant le tube digestif ventralement.

Chez les *femelles immatures* (fig. 5 A) de 350 à 435 μm environ, l'ovaire occupe moins de 50 % de la longueur du corps, est de forme grossièrement ovale et se situe dorsalement au niveau de l'insertion des P3. Des cellules de 4 à 5 μm de diamètre y sont groupées. Ventralement, les conduits bien cuticularisés des spermathèques en forme de « pipe » très contournée sont présents, légèrement au-dessus du gonopore en rosette. Leur partie distale, renflée, se poursuit par un fin canal membraneux qui s'enfonce dans la cavité générale en pénétrant entre les muscles rétracteurs des P4 ; puis les canaux rejoignent les réceptacles séminaux, dans lesquels, aussi bien que dans les conduits distaux, peuvent s'observer des spermatozoïdes flagellés (fig. 6 C).

Aussitôt après la mue, lorsque l'intestin est encore relativement vide, l'oviducte se distingue sous forme d'un fin conduit membraneux contournant l'intestin en direction du gonopore ventral.

Avant l'absorption de nourriture, dans l'estomac vide, les cellules de l'épithélium stomacal se distinguent nettement. Elles sont polygonales, mesurent 8 à 9 μm de diamètre et possèdent un noyau de 1,5 à 2 μm . La lumière de la partie antérieure de l'estomac peut apparaître dilatée, mais aucun ingesta n'a pu être distingué.

Le remplissage du tube digestif s'effectue progressivement. Au début, c'est-à-dire aussitôt après la mue, sa forme est rectiligne, seules de très faibles excroissances, à la hauteur de l'insertion des pattes, marquent l'emplacement des futurs diverticules. Au cours de la digestion qui s'effectue vraisemblablement par endocytose, le stockage du matériel en cours d'assimila-

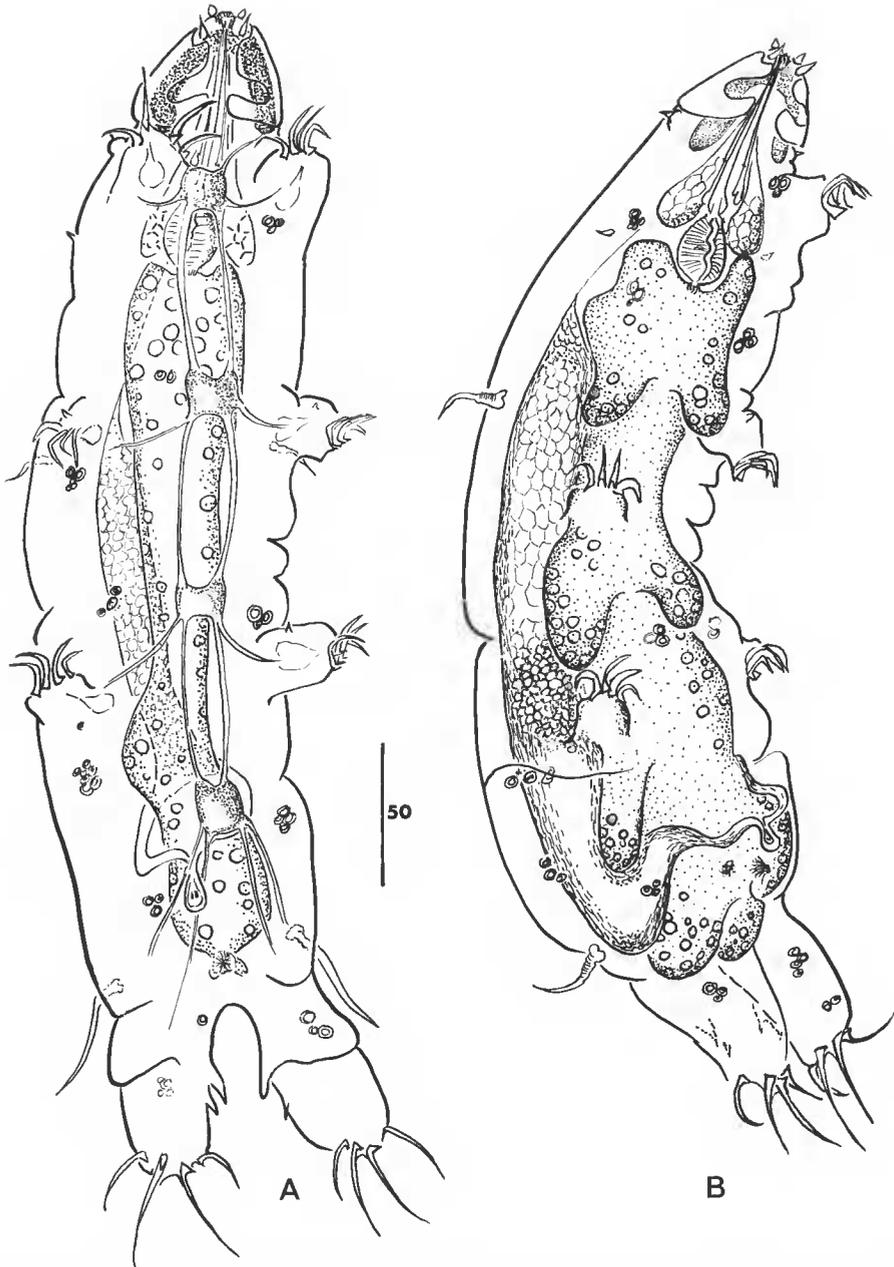


FIG. 4. — *Coronarctus laubieri* mâle : A, stade 3, préadulte, testicule rectiligne, estomac peu rempli ; B, stade 4, adulte atteignant la maturité, spermatozoïdes dans les canaux déférents, estomac à forts diverticules.

tion dans des vacuoles de plus en plus nombreuses et de tailles variées provoque l'extension des diverticules et l'élargissement du tube digestif en général. Les diverticules peuvent s'allonger en de longues poches parallèles à l'intestin lui-même et pendent dans la cavité générale. Plus tard, la paroi intestinale devient indiscernable en microscopie optique. Toute la cavité générale est occupée par l'énorme masse des produits vacuolaires. Ceux-ci se présentent comme des globules subsphériques et réfringents de 4 à 6 μm de diamètre, pouvant atteindre 8 μm . Le volume du corps est considérablement augmenté : à longueur égale, des femelles, ayant un intestin pleinement dilaté, peuvent avoir une largeur de 30 à 40 μm supérieure à celles dont l'estomac est au repos (fig. 5 B).

Mue de maturation

De nombreux individus ont été fixés pendant qu'ils effectuaient leur mue précédant la maturation des gamètes ; dans ce cas, le sex-ratio des animaux récoltés est en faveur des femelles qui sont en nombre nettement plus élevé : seuls deux mâles ont pu être observés en cours de mue correspondant à ce stade. Ils mesurent respectivement 360 et 380 μm et leurs testicules 70 et 80 μm . L'état de leur tube digestif, différent de celui des femelles, ne présente pas de fortes expansions des diverticules ; seuls les produits de stockage, sous forme de sphérules, sont présents de manière éparse dans les cellules stomacales.

Les femelles prêtes à muer mesurent de 400 à 450 μm de longueur, avec des ovaires occupant de 52 à 60 % de la longueur du corps. Cette masse génitale se présente étroitement serrée contre la cuticule dorsale, en raison du développement considérable de la masse du tube digestif envahissant presque toute la cavité générale. Ces matériaux digestifs accumulés sont vraisemblablement évacués dans l'exuvie, mais aucun animal n'a été capturé et fixé au cours d'une défécation, et le phénomène même n'a pu être contrôlé.

Un individu présentant une anomalie de la différenciation sexuelle par inversion a pu être observé : il possède une cuticule exuviale montrant un gonopore en rosette flanqué de part et d'autre de la paire de conduits en forme de « pipe », cuticularisés, caractéristiques du sexe femelle et contenant quelques éléments de sperme étranger. Sous cette exocuticule exuviale, s'aperçoivent sous la nouvelle cuticule deux canaux déférents prolongeant un testicule dorsal. Ces canaux sont remplis de sperme flagellé dont les faisceaux peuvent être suivis contournant l'intestin jusqu'à la base bifide et dorsale du testicule ; des changements de sexe peuvent donc se produire à un stade déjà avancé de maturation des gonades, au moment de la mue de maturation (fig. 6 B).

ADULTES MÛRS

De nombreux mâles (fig. 4 B), contenant des faisceaux de sperme accumulés sur presque toute la longueur du testicule, ont été récoltés : leur taille varie de 350 à 400 μm . Le testicule occupe alors plus de 50 % de la dimension totale du corps. Il peut atteindre aussi 70 % et même 80 %, mais dans ce dernier cas, il s'agit d'un individu ayant atteint la taille de 450 μm , et dans le testicule duquel les spermatozoïdes occupent tout le volume. Soumis à la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck, ceux-ci apparaissent présents depuis la base de la région céphalique dorsale jusqu'aux spermiductes qu'ils remplissent complètement dans leur partie contournant l'intestin latéralement, en direction du gonopore ventral.

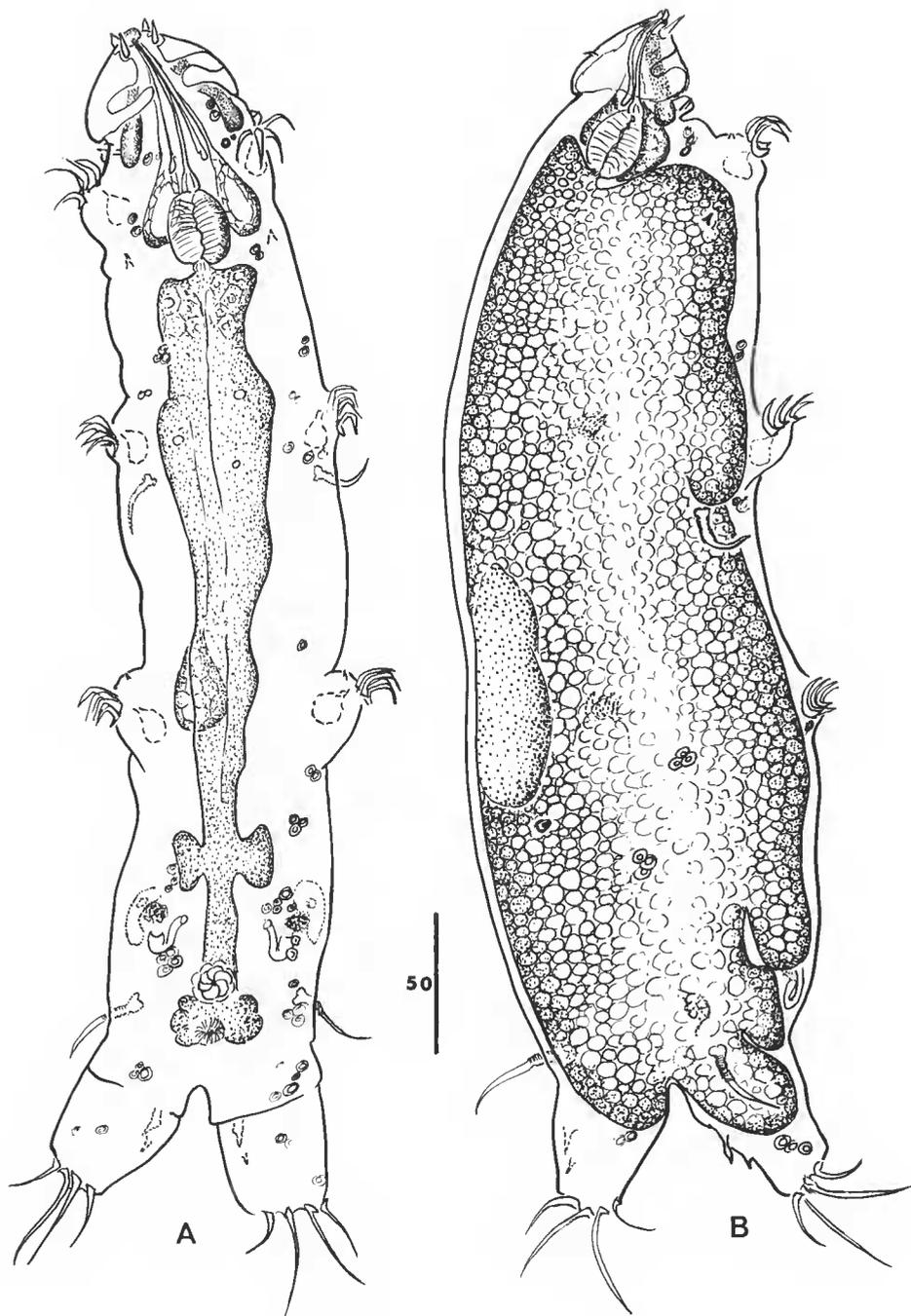


FIG. 5. — *Coronarctus laubieri* femelle : 1, stade 3, préadulte, aussitôt après la mue ; l'accouplement a eu lieu, l'ovaire est de taille réduite et l'estomac vide ; B, femelle au stade de maturation (3), phase précédant la mue : vaste expansion des réserves digestives.

La maturation des gamètes s'effectue à partir du premier tiers antérieur du testicule, et les spermatozoïdes se dirigent ensuite vers la périphérie de la gonade, puis dorsalement pour descendre dans les canaux déférents.

Le tube digestif des mâles ayant accompli leur maturité génitale présente un aspect translucide, et sa forme est rectiligne. Les diverticules, lorsqu'ils sont visibles, sont réduits à de petites excroissances subsphériques, situées à la hauteur de l'insertion des pattes. De faibles granulations, non réfringentes, s'observent dans l'épithélium stomacal. Dans la plupart des cas, la lumière est réduite et le tube digestif ne paraît pas dépasser 10 à 25 μm de diamètre.

Les femelles à maturité génitale (fig. 6 A) ont une longueur comprise entre 390 et 460 μm . Sont inclus dans cette catégorie, les individus porteurs d'ovocytes bien individualisés, et apparemment mûrs, prêts à être pondus. Souvent, un de ceux-ci est engagé dans l'oviducte impair, en général situé du côté droit de l'animal. À ce stade, l'ovaire occupe toujours plus de 50 % du volume total du corps et peut atteindre, dans la plupart des cas, 87 à 89 %. Le nombre d'œufs varie de six à huit ; mais dix œufs ont été dénombrés chez des femelles de 410, 430 et 445 μm en provenance de la station la plus profonde (à — 4 110 m). La taille des ovocytes varie de 32 à 46 μm (diamètre), ils sont alignés sur toute la partie dorsale du corps, dans l'ordre suivant lequel ils seront pondus, et sur une seule rangée. Au pôle apical de l'ovaire, en général situé dorsalement entre l'insertion des P1 et des P2, s'observent de petites cellules de 3 à 4 μm de diamètre, au nombre d'une vingtaine, qui sont les futurs ovocytes du cycle suivant ; ils sont tassés dans le triangle distal formé par la membrane ovarienne étirée en un fil rattachant la glande génitale à la paroi endocuticulaire, dans la région postcéphalique.

Quand la maturité est atteinte, il est très difficile d'apercevoir les réceptacles séminaux, soit parce qu'ils sont vides, soit parce qu'ils sont dissimulés en profondeur entre l'ovaire en plein développement et le tube digestif. Ce dernier se trouve relativement vide chez les femelles prêtes à pondre et occupe un volume restreint. Resserré entre l'ovaire et la paroi ventrale du corps, l'épithélium intestinal apparaît translucide ou faiblement granuleux.

Quelques produits de la digestion peuvent encore s'observer sous forme de globules dans la partie antérieure de l'estomac, mais en général celui-ci ne présente aucune accumulation de produits de réserve, semblable à celle que l'on rencontre au stade précédent.

Mue de maturité

Parmi les adultes ayant atteint la maturité génitale, une forte proportion se trouve être en cours de mue : les pourcentages de muants atteignent 36 % chez les mâles et 44 % chez les femelles. Le processus initial de la mue est en tous points semblable à celui qui est décrit pour les stades précédents. Seule, une plus forte rétraction de l'animal à l'intérieur de l'ancienne cuticule a pu être constatée chez les femelles. Dans ce cas, et avant que n'apparaisse la fente de mue apicale, l'animal se rétracte à tel point que la bouche se trouve déplacée en arrière au niveau de l'insertion des P1, le tube buccal forme un repli, et postérieurement les futures griffes des P4 sont repliées et comprimées jusqu'à ce que leurs extrémités proximales soient presque au niveau de l'anus.

Il est possible que cette compression du corps soit liée au fait que la ponte ait lieu dans l'exuvie elle-même à la fin de la mue, comme cela se passe chez de nombreux genres de Tardigrades marins. Cette supposition est étayée par le fait que tous les ovocytes sont de la même taille, malgré une pression plus ou moins forte exercée sur le vitellus par les contractions

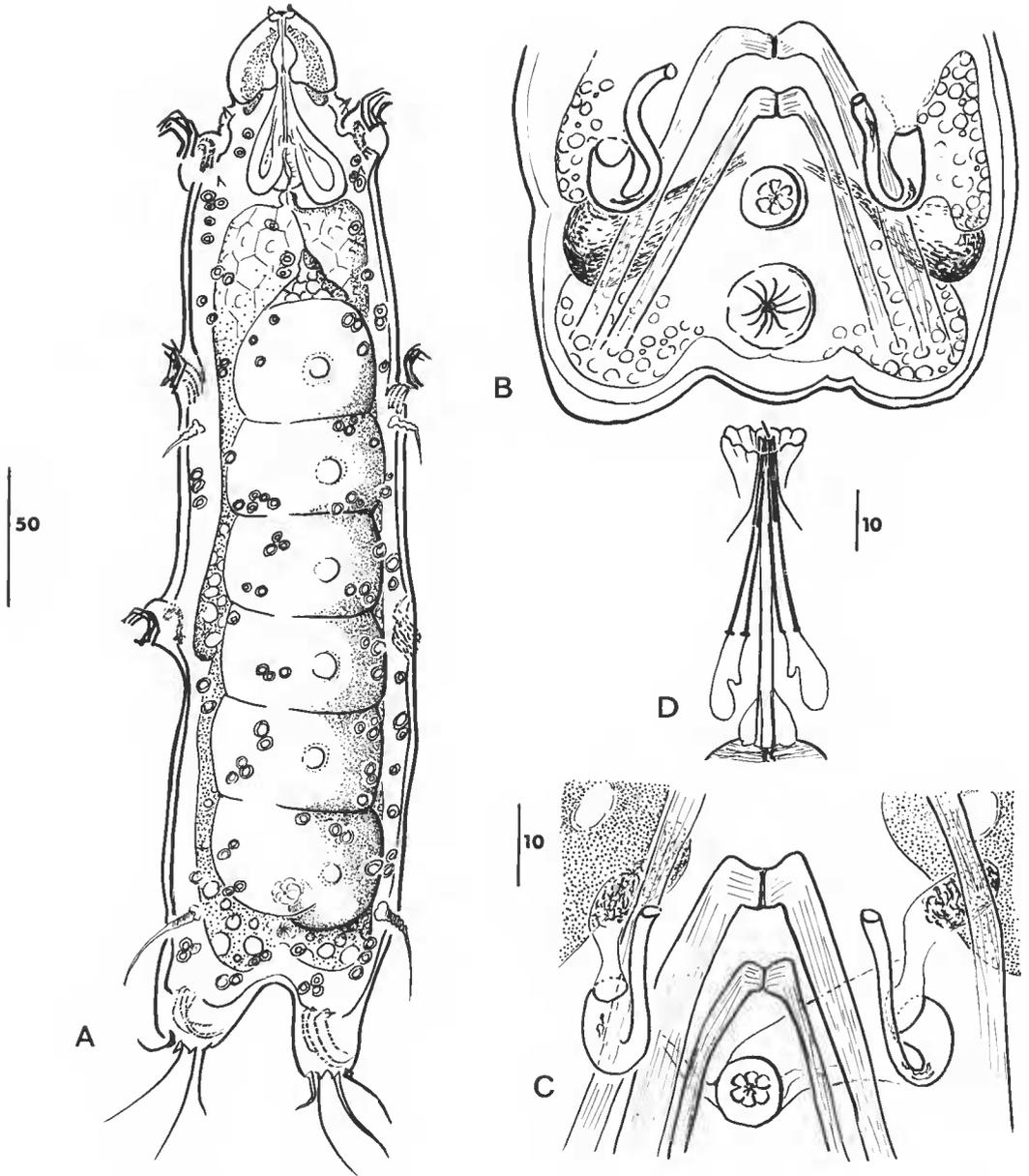


FIG. 6. — *Coronarctus laubieri* : A, femelle à maturité génitale, ovocytes prêts à être pondus, estomac de taille réduite ; B, inversion de sexe chez un animal muant (exocuticule de l'individu femelle avec anus, gonopore, et conduits des réceptacles cuticularisés, ces derniers contenant du sperme étranger ; position sous-jacente : cuticule du futur mâle, muscles et canaux déférents, bourrés de sperme, intercalés entre les diverticules stomacaux) ; C, champ génital chez une jeune femelle après accouplement : présence de spermatozoïdes dans les conduits et les réceptacles pairs, ceux-ci surmontés dorsalement par une cellule glandulaire ; D, appareil bucco-pharyngien ; la bouche est ouverte pendant l'intermuc.

de l'animal, et sont d'aspect semblable ; il se peut donc que tous les œufs soient évacués en même temps, et non un par un. Malheureusement, aucune ponte de Coronarctidae n'a pu être récoltée à ce jour.

Certaines femelles muantes présentent un estomac faisant saillie ventralement, de part et d'autre de l'ovaire, par des diverticules relativement bien développés. Ceux-ci possèdent encore quelques globules réfringents particulièrement visibles de part et d'autre de l'œsophage, au-dessus des P4 ou dans des lobes peu prononcés au niveau de l'insertion des P2 et P3. L'ensemble de l'épithélium intestinal est cependant d'aspect légèrement granuleux ou clair (fig. 6 A).

Chez les mâles mûrs en train de muer, l'intestin est rectiligne, les diverticules à peine prononcés, l'aspect est transparent, la lumière est réduite.

À maturité, chez les individus des deux sexes, aucun indice d'une proche défécation n'a été décelé chez les animaux en cours de mue.

ADULTES « SENIORS »

Plusieurs individus de dimensions nettement supérieures à la moyenne des adultes mûrs ont été découverts. Ils comprennent quatre femelles de 500 à 535 μm et un mâle de 560 μm . Ce dernier, dont la longueur dépasse de plus de 100 μm celle des autres, présente un testicule avec du sperme flagellé et un intestin dans lequel quelques globules de stockage sont présents.

Les femelles ne sont qu'au stade de maturation avec des ovaires dont le volume est nettement au-dessous de 50 % du volume total du corps. Concordant avec ce stade de maturation, l'état de l'intestin indique le stockage d'un important matériel digestif.

Les dimensions trop grandes de ces spécimens ne permettent pas de les rattacher aux classes de taille correspondant aux stades définis ci-dessus. Ceci en particulier pour les femelles dont l'ovogenèse est peu avancée et dont la taille est élevée. Il est donc préférable d'admettre qu'elles représentent des adultes plus âgés ou « seniors », recommençant un nouveau cycle après une première ponte. La gamétogenèse de deuxième génération serait en cours chez ces individus. Ceci semble confirmé par la présence, chez une autre femelle mesurant déjà 420 μm , d'un ovaire de très petite taille, contenant quelques ovocytes. Il s'agirait alors d'une femelle ayant pondu assez tôt, avant d'avoir atteint une taille moyenne, et qui serait en train de recommencer un cycle au stade de maturation des ovaires, ce que l'état physiologique du tube digestif bourré de réserves nutritives permet de confirmer.

DISCUSSION

Le développement postembryonnaire de *Coronarctus laubieri* comporte deux stades larvaires et trois stades adultes (préadultes, adultes mûrs et seniors) séparés par des mues.

Ces caractéristiques sont en accord avec les stades reconnus par BERTOLANI *et al.* (1984) faisant le point sur la question pour les Heterotardigrada, ainsi qu'avec les travaux de RENAUD-MORNANT et ANSELME-MOIZAN (1969) sur *Stygarctus*, de POLLOCK (1975) sur

Echiniscoides, de GRIMALDI DE ZIO et D'ADDABBO GALLO (1975) sur *Batillipes*, de KRISTENSEN (1976) sur *Batillipes*, et de KRISTENSEN et HIGGINS (1984) sur *Styraconyx*.

Néanmoins, la morphologie fonctionnelle des différents stades des genres précités reste peu connue et rend les comparaisons difficiles. Chez les Coronarctidae, des états physiologiques bien marqués sont reconnaissables au cours des mues et intermues que subissent les animaux. Ici, outre l'acquisition des orifices génitaux et de l'anus, les stratégies reproductrices s'articulent pendant les intermues avec la constitution de réserves nutritives. Les alternances entre la croissance du matériel gonadique et l'accumulation trophique sont particulièrement marquées chez les femelles, dont la maturation est plus tardive et le nombre de mues vraisemblablement plus élevé.

Ce phénomène existe chez certains Tardigrades, mais à un moindre degré, ainsi que l'a montré BERTOLANI (1983, 1987). Chez *Coronarctus laubieri*, dès le stade 2, les jeunes commencent à avoir un estomac bourré progressivement de réserves et conjointement la glande génitale double de volume. Dès la mue suivante, la différenciation sexuelle a lieu et se manifeste par l'acquisition d'un gonopore et de conduits génitaux. Cette différenciation peut aboutir à des cas aberrants avec inversion de gonopores. Ce fait avait déjà été constaté pour un Batillipedidae par GRIMALDI DE ZIO et D'ADDABBO GALLO (op. cit.). L'acquisition du gonopore peut être tardive pour certains mâles qui possèdent déjà du sperme flagellé, apparemment fonctionnel dès leur mue de différenciation. Cette maturité précoce des mâles les rend aptes à s'accoupler aux très jeunes femelles dès la mue au cours de laquelle leur gonopore est formé. Ainsi, il y a donc toujours une grande proportion de mâles mûrs capables de rencontrer des femelles de stade 3 assurant ainsi la perpétuation de l'espèce dans un milieu relativement pauvre en individus. Ces accouplements précoces avec des préadultes femelles, dont la maturation ovarienne est lente, ont pour conséquence le fait que la survie du sperme est essentielle et implique la présence chez la femelle de réceptacles séminaux élaborés ; ceux-ci sont pairs chez les Coronarctidae ainsi que chez de nombreux Tardigrades marins (KRISTENSEN, 1984) et impairs chez les espèces terrestres. La perte d'un de ces organes apparaît ainsi comme un caractère dérivé dans ce groupe. La présence de deux réceptacles serait liée aux problèmes de fécondation interne dans un milieu à faible population. Ceci n'est pas sans rappeler ce qui se passe chez certains Isopodes (FORSMAN, 1944) et en particulier chez les Micro-Isopodes interstitiels (COINEAU et RENAUD-MORNANT, 1977).

Il apparaît que les femelles de *Coronarctus laubieri* doivent effectuer un nombre de mues plus grand que celui des mâles pour atteindre la maturité génitale. Celle-ci est liée à l'acquisition de fortes réserves digestives qui, dans ce milieu, peuvent être difficiles à obtenir. Les conditions trophiques pèsent donc lourdement sur la physiologie du développement ovarien chez les individus de grande profondeur. Le même phénomène se constate chez les *Coronarctus* du bathyal mais il est cependant absent chez les deux femelles de *Coronarctus stylisetus* Renaud-Mornant, 1987, connues du plateau continental ; là encore les récoltes sont insuffisantes pour des comparaisons valables (RENAUD-MORNANT, 1987). Néanmoins, la lenteur du développement des oocytes rappelle celui, très retardé, des animaux adaptés au milieu souterrain comme le signale VANDEL (1964) pour l'ensemble de cette faune et ROUCH (1968) pour les Copépodes Harpacticoïdes. Mais en revanche, les accumulations de réserves ne sont pas une règle chez d'autres Tardigrades abyssaux ou bathyaux tels que les Euclavartinae Renaud-Mornant, 1983, qui cohabitent souvent avec les Coronarctidae. Il est vrai que les sources de nourriture des représentants de ces deux groupes-familles demeurent totalement

inconnues. Chez les Coronarctidae, à l'exception des filaments présents dans la lumière de l'estomac d'une très jeune larve du premier stade, aucun contenu stomacal n'a pu être observé et identifié.

La digestion est vraisemblablement endocellulaire, comme celle décrite chez les Hétérotardigrades par KRISTENSEN (1976), et chez les Eutardigrades par BAUMANN (1961) et GREVEN (1976). L'observation de l'appareil buccal apporte peu de renseignements sur le mode d'alimentation ; elle confirme l'absence de placoïdes dans le bulbe, ce qui doit être considéré comme un caractère adaptatif à des sources trophiques particulières à ce milieu (cf. LAUBIER et MONNIOT, 1985). Les stylets bien que courts sont fonctionnels et ont été observés à différents niveaux le long des gaines, et même faisant saillie à l'extérieur de la bouche (fig. 6 D), celle-ci restant ouverte sauf pendant le processus de mue. Les stylets sont utilisés par les Tardigrades littoraux pour percer les tissus végétaux ; leur fonction demeure inconnue dans un milieu où le matériel phytal est absent.

Enfin, l'examen approfondi des glandes génitales à tous les stades comparé à la taille des individus a permis de montrer la présence de cellules germinales initiales chez les animaux de grande taille ayant déjà pondu et donnant vraisemblablement lieu à une autre génération. Ce fait jette un doute sérieux sur la prétendue « eutélie » des Tardigrades.

Trois conclusions s'imposent :

— Au point de vue biologique, chez les Coronarctidae abyssaux, les périodes de mues et d'intermues sont rythmées par l'état physiologique de l'appareil génital, lui-même synchronisé avec celui de l'appareil digestif. Les conditions trophiques apparaissent plus déterminantes pour le contingent femelle que pour les mâles.

— Au point de vue écologique, ce travail met en évidence les stratégies mises en œuvre par *C. laubieri* pour sa survie en milieu profond : accumulations de réserves renouvelées au cours des mues, en particulier chez les femelles pour produire un petit nombre d'œufs, riches en vitellus ; protandrie, survie du sperme dans les réceptacles femelles, et possibilité d'une deuxième ovogenèse chez le même individu.

— Enfin au point de vue phylogénique, le fait que les Coronarctidae aient conservé un développement indirect, caractère plésiomorphe, permet de les classer sans ambiguïté parmi les Hétérotardigrada, alors que la forme du corps et leurs griffes auraient pu permettre de les considérer comme des Eutardigrada ancestraux et terrestres réadaptés au milieu marin, puis colonisateurs du milieu abyssal.

Remerciements

Je remercie l'IFREMER et les chefs de missions, D. DESBRUYÈRES, A. KHRIPOUNOFF, et M. SIBUET pour la récolte du matériel, le CENTOB, M. SEGONZAC (Brest) pour le tri de la méiofaune, et A. DINET pour l'expédition de matériel ; enfin, M. N. HÉLLÉOUET et M. VAN BEVEREN pour leur collaboration technique et le laboratoire des Vers pour l'utilisation de l'Axiomat.

Travail effectué dans le cadre du GRECO « ECOPROPHYCE » CNRS n° 981049.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUMANN, H., 1961. — Der Lebenslauf von *Hypsibius (H.) convergens* Urbanowicz (Tardigrada). *Zool. Anz.*, **167** : 362-381.
- BERTOLANI, R., 1983. — Tardigrada. In : Reproductive Biology of Invertebrates. Volume II : Spermatogenesis and sperm function. K. G. and R. G. ADIYODI Ed. J. Wiley : 387-396.
- 1987. — Sexuality, reproduction and propagation in Tardigrades. In : Biology of Tardigrades. R. BERTOLANI Ed., Selected Symposia and Monographs U.Z.I., Mucchi, Modena, **1** : 93-101.
- BERTOLANI, R., S. GRIMALDI DE ZIO, M. D'ADDABBO GALLO & M. R. MORONE DE LUCIA, 1984. — Postembryonic development in Heterotardigrades. *Monitore zool. ital.*, (N.S.), **18** : 307-320.
- COINEAU, N., & J. RENAUD-MORNANT, 1977. — Étude anatomique des Isopodes interstitiels. II. Morphologie fonctionnelle et évolution saisonnière de l'appareil génital femelle d'*Angelierea phreaticola* Chappuis et Delamare Deboutteville, 1952. *Archs Zool. exp. gén.*, **118** : 349-366.
- FORSMAN, B., 1944. — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwedischen Westküste. *Ark. Zool.*, **35** A (11) : 1-33.
- FRANCESCHI, C. T., & A. LATTES, 1967. — Analisi della variazione della lunghezza degli esemplari di una popolazione di *Macrobotus hufelandii* Schultze in rapporto con l'esistenza di Mute. *Boll. Musei Ist. biol. Univ. Genova*, **35** (225) : 45-54.
- GREVEN, H., 1976. — Some ultrastructural observations on the midgut epithelium of *Isohypsibius augusti* (Murray, 1907), (Eutardigrada). *Cell Tiss. Res.*, **166** : 339-351.
- GRIGARICK, A. A., R. O. SCHUSTER & E. C. TOFTNER, 1975. — Morphogenesis of two species of *Echiniscus*. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **32** (Suppl.) : 133-151.
- GRIMALDI DE ZIO, S., & M. D'ADDABBO GALLO, 1975. — Post-embryonal development and moults in *Batillipes pennaki* Marcus (Heterotardigrada). *Riv. Biol.*, **68** : 243-274.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO & M. R. MORONE DE LUCIA, 1980. — Osservazioni sullo sviluppo post-embriionale di *Florarctus hulingsi* Renaud-Mornant (Heterotardigrada). *Memorie Biol. mar. Oceanogr.*, (N.S.), **10** (Suppl.) : 407.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO, M. R. MORONE DE LUCIA & P. GRIMALDI, 1980. — Ulteriori dati sui Tardigradi del mesopsammon di alcune spiagge pugliesi. *Thalassia salentina*, **10** : 45-65.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. D'ADDABBO GALLO, M. R. MORONE DE LUCIA, R. VACCARELLA & P. GRIMALDI, 1982. — Quattro nuove specie di Halechiniscidae in due grotte sottomarine dell'Italia meridionale (Tardigrada : Heterotardigrada). *Cah. Biol. mar.*, **23** : 415-426.
- GRIMALDI DE ZIO, S., M. R. MORONE DE LUCIA & M. D'ADDABBO GALLO, 1983. — Marine tardigrades of the "Secca dell'Armeleia" (Ionian Sea), and redescription of *Raiarctus colurus* Renaud-Mornant, 1981 (Halechiniscidae : Heterotardigrada). *Oebalia*, **9** : 33-42.
- KRISTENSEN, R. M., 1976. — On the fine structure of *Batillipes noerrevangi* Kristensen, 1976. I. Tegument and Moulting cycle. *Zool. Anz.*, **197** : 129-150.
- 1984. — On the biology of *Wingstrandarctus corallinus* nov. gen. et sp., with notes on the Symbiotic Bacteria in the subfamily Florarctinae (Arthrotardigrada). *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.*, **145** : 201-218.
- KRISTENSEN, R. M., & T. E. HALLAS, 1980. — The tidal genus *Echiniscoides* and its variability, with erection of Echiniscoididae fam. n. (Tardigrada). *Zool. Scr.*, **9** : 113-127.
- KRISTENSEN, R. M., & R. P. HIGGINS, 1984. — Revision of *Styraconyx* (Tardigrada : Halechiniscidae), with descriptions of two new species from Disko Bay, West Greenland. *Smithson. Contr. Zool.*, **391** : 1-40.

- LAUBIER, L., & C. MONNIOT, 1985. — Peuplements profonds du Golfe de Gascogne. Ed. IFREMER, Paris, 630 p.
- POLLOCK, L. W., 1970. — *Batillipes dicrocercus* n. sp., *Stygarctus granulatus* n. sp. and other Tardigrada from Woods Hole, Massachusetts, USA. *Trans. Am. microsc. Soc.*, **89** : 38-52.
- 1975. — Observations on marine Heterotardigrada including a new genus from the western Atlantic Ocean. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 121-132.
- RAMAZZOTTI, G., 1972. — Il phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **28** : 1-732.
- RENAUD-MORNANT, J., 1974. — Une nouvelle famille de Tardigrades abyssaux : les Coronarctidae fam. nov. (Heterotardigrada). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **278** : 3087-3090.
- 1975. — Deep sea Tardigrada from the "Meteor" Indian Ocean Expedition. "Meteor" *Forsch.-Ergebn.*, **21** : 54-61.
- 1987. — Bathyal and abyssal Coronarctidae (Tardigrada), descriptions of new species and phylogenetical significance. In : *Biology of Tardigrades*. R. BERTOLANI Ed., Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 1, Mucchi, Modena : 229-252.
- RENAUD-MORNANT, J., & M. N. ANSELME-MOIZAN, 1969. — Stades larvaires du Tardigrade marin *Stygarctus bradypus* Schulz et position systématique des Stygarctidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **41** : 883-893.
- ROUCH, R., 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Annl. Spéléol.*, **23** (1) : 1-167.
- VANDEL, A., 1964. — Biospéologie. La Biologie des Animaux cavernicoles. Gauthier-Villars, Paris : 1-619.